Phyton (Horn, Austria)	Vol. 36	Easc. 2	231–250	-31. 12. 1996

# Nigritella nigra (Orchidaceae – Orchideae) im Massif Central (Frankreich)

Von

Erich KLEIN\* und Anton DRESCHER\*\*

Mit 2 Abbildungen

Eingelangt am 17. Mai 1996

Key words: Nigritella nigra subsp. austriaca, Nigritella nigra subsp. iberica, Orchidaceae. – Chromosome number. – Morphology, taxonomy, biometry. – Ecology, montane and subalpine meadow associations, subalpine heaths. – Flora of France.

### Summary

KLEIN E. & DRESCHER A. 1996. Nigritella nigra (Orchidaceae – Orchideae) in the Massif Central (France). – Phyton (Horn, Austria) 36(2) 231–250, with 2 figures. – German with English summary.

All subspecies of Nigritella nigra (L.) RCHB. f. with more or less dark redbrown flowers reproduce apomictically by adventitious embryony. The taxon of the Massif Central showed the tetraploid chromosome number 2n=80, as well as N. nigra (L.) RCHB. f. subsp austriaca Teppner & Klein and subsp. iberica Teppner & Klein. Biometric measurements on flowers of four populations of the Massif Central resulted in readings which are well in the limits of variation of N. nigra subsp. austriaca and subsp. iberica. Statistical analyses and morphological comparison proved, that a distinction of the tetraploid taxon of the Massif Central as well as the tetraploid N. n. subsp. austriaca or subsp. iberica on the subspecies level is not justified. As a consequence N. nigra subsp. iberica has to be referred to the synonymy of N. nigra subsp. austriaca. The analyses of soil samples from the Massif Central and from the Eastern Alps, as well as plant sociological investigations reveals, that *N. nigra* subsp. austriaca thrives on high or even moderate calcium content, but always on base-rich top-soil only. The diminishing distribution of N. nigra subsp. austriaca in the Massif Central has to be seen in correlation with changes of grassland management in the last century.

<sup>\*)</sup> Dr. Erich Klein, Purgstall 167, A-8063 Eggersdorf, Österreich (Austria, Europe).

 $<sup>^{**})</sup>$  Dr. Anton Drescher, Institut für Botanik, Holteigasse 6, A-8010 Graz, Österreich (Austria, Europe).

## Zusammenfassung

KLEIN E. & DRESCHER A. 1996. Nigritella nigra (Orchidaceae – Orchideae) im Massif Central (Frankreich). – Phyton (Horn, Austria) 36(2): 231–250, mit 2 Abbildungen. – Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Alle Unterarten von Nigritella nigra (L.) RCHB. f. mit mehr oder weniger dunklen, rotbraunen Blüten pflanzen sich apomiktisch durch Adventivembryonie fort. Zählungen an der Sippe des Massif Central ergaben den tetraploiden Chromosomensatz von 2n=80, sie stimmt damit mit N. nigra (L.) RCHB. f. subsp. austriaca TEPPNER & KLEIN und subsp. iberica TEPPNER & KLEIN überein. Messungen an Blüten aus vier Populationen des Massif Central ergaben Werte, die innerhalb der Variationsbreite von N. nigra subsp. austriaca und subsp. iberica liegen. Statistische Analysen und morphologische Vergleiche beweisen, daß eine Unterscheidung der tetraploiden Sippe des Massif Central sowie der ebenso tetraploiden N. n. subsp. austriaca bzw. subsp. iberica im Rang von Unterarten nicht gerechtfertigt ist. N. nigra subsp. iberica muß daher in die Synonymie von N. nigra subsp. austriaca verwiesen werden. Sowohl die Untersuchung von Bodenproben aus dem Massif Central und den Ostalpen als auch pflanzensoziologische Untersuchungen ergaben, daß N. nigra subsp. austriaca auf stark bis mäßig calciumhaltigen Böden gedeiht, oder doch zumindest der Oberboden eine hohe Basensättigung aufweist. Die zurückgehende Verbreitung von N. nigra subsp. austriaca im Massif Central muß in Zusammenhang mit den Nutzungsänderungen in den vergangenen hundert Jahren gesehen werden.

## 1. Einleitung

Bisher hat man den Nigritellen des Massif Central wenig Aufmerksamkeit geschenkt, sei es wegen ihrer relativen Seltenheit, sei es wegen der Fehleinschätzung der Bedeutung dieses Teilareals zwischen Alpen und Pyrenäen. Nachdem bereits die dunkelblütigen Nigritellen Skandinaviens, der Pyrenäen und der Alpen untersucht worden sind (Teppner & Klein 1990, 1993), richtete sich unser Augenmerk in jüngster Zeit auf die zerstreuten Populationen im Massif Central, die von JACQUET 1995 zu N. nigra subsp. iberica gestellt worden sind. Nach den bisherigen Untersuchungen sowie der in Teppner & Klein 1993 vorgeschlagenen Untergliederung von N. nigra taucht die Frage auf, ob das im Quartär zumindest teilweise vergletscherte Mittelgebirgsmassiv des Massif Central für die N. nigra-Sippen eine vermittelnde oder eine abgrenzende Stellung einnimmt. Biometrische Messungen an einer größeren Anzahl von Blüten aus fünf individuenreichen Populationen sollten klären, ob die Sippe des Massif Central eine eigene Unterart darstellt, die zwischen den bisher unterschiedenen Sippen der beiden Teilareale (Pyrenäen und Alpen) vermittelt, oder einer der beiden Unterarten zuzuordnen ist.

#### 2. Material und Methoden

In den Jahren 1994 und 1995 führten uns zwei Reisen jeweils Ende Juni/Anfang Juli in das Massif Central und in die Westalpen, wo in den Départements Cantal, Haute Loire, Puy-de-Dôme, Isère und Savoie mehrere individuenreiche Populationen am Naturstandort untersucht werden konnten. Die biometrischen Messungen an Perigonblättern wurden an Frischmaterial durchgeführt. Für karyologische Untersuchungen wurden die Fruchtknoten von Blütenknospen und Blüten bzw. ganze Früchte in einem Gemisch Aethanol-Chloroform-Eisessig 5:3:1 fixiert. Nach dem Anfärben mit Karmin-Essigsäure wurden die Samenanlagen zu Quetschpräparaten verarbeitet. Die Mitosen wurden an Zellen der Integumente der Samenanlagen untersucht.

Die Maße der Blütenorgane wurden unter Verwendung einer Stereolupe und eines Maßstabs mit Zehntelmillimeterskala ermittelt. Wegen der raschen Größenabnahme der Blüten des in Anthese befindlichen Blütenstands nach oben hin, wurden wie bei den bisherigen Messungen nur Blüten aus den drei untersten "Blütenkränzen" vermessen. Die Meßwerte wurden aus Gründen der besseren Vergleichbarkeit nach dem von Teppner für Teppner & Klein 1990 entwickelten Schema ermittelt.

Das Belegmaterial zu den Fixierungen und weitere Belege aus den untersuchten Populationen sind im Herbar GZU hinterlegt.

Die pflanzensoziologischen Aufnahmen wurden nach der Methode Braun-Blanquet 1964 unter Verwendung der erweiterten Abundanz/Dominanzskala nach Reichelt & Wilmans 1973 durchgeführt. Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen richtet sich nach Tutin & al. 1964–80, 1993. Die Ortsnamen richten sich nach den amtlichen Kartenwerken des Institut Géographique National in den Maßstäben 1:25.000, 1:50.000 und 1:100.000.

# 3. Die Nigritella nigra - Sippe aus dem Massif Central

Beschreibung: Größe (oberirdisch) 8–27 cm. Infloreszenz dicht, köpfchenförmig, halbkugelig. Tragblätter der unteren Blüten mit glatten bis leicht gewellten Rändern, hin und wieder einige dreieckige Papillen aufweisend, nie jedoch die charakteristischen stiftchenförmigen Papillen wie N. rhellicani zeigend. Blüten erheblich größer als bei N. rhellicani, trichterförmig, Perigonblätter im Verlauf der Anthese stark divergierend, die Petalen und das mittlere Sepalum gerade vorgestreckt. Die Blütenfarbe wird je nach Lichteinfall als dunkles, violettstichiges Rot oder als helleres bis dunkles Rotbraun empfunden.

Seitliche Sepalen  $(6,5-)6,7-8,7(-9,0)\times(1,3-)1,5-2,5(-2,75)$  mm, medianes Sepalum  $(5,7-)6,3-8,4\times(1,15-)1,3-2,2(-2,6)$  mm, meist geringfügig schmäler als die seitlichen Sepalen.

Petalen  $6.0-7.5(-8.1)\times0.9-1.4(-1.5)$  mm, 1/2-5/7 mal (häufig 3/5 mal) schmäler als die seitlichen Sepalen.

Lippe (ohne Sporn) (6,5–)7,5–9,9 mm lang, bauchig, basaler Teil der Lippe gewölbt, weit offen. Darüber am Rücken sattelförmig verengt. Spitzenwärtiger Abschnitt der Lippe zunächst erweitert, dann ausgeschweift, stark bis mäßig aufwärts gebogen. Sporn (0,85–)0,9–1,35 mm lang, sackförmig.

Länge der Säule 1,6–1,9 mm, Spitze der Auriculae die Spitze der Rostellumfalte weit überragend.

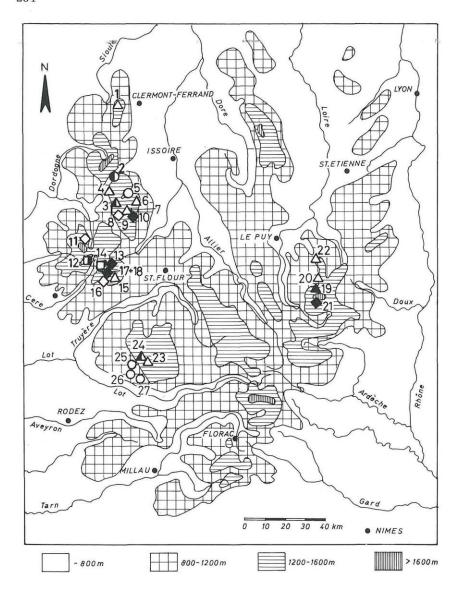


Abb. 1. Punktkarte der Verbreitung von *N. nigra* subsp. *austriaca* des Massif Central. Benutzte Unterlagen: Eigene Beobachtungen aus den Jahren 1994 und 1995, Auswertung der Herbarien G, GZU, LY und STR und Literaturangaben: D'ALLEIZETTE & OLIVIER 1956, BERNARD & FABRE 1978, BOREAU 1857, CHARBONNEL 1913, CHASSAGNE 1956, DAUGE 1985 und GRENIER 1992.

○ 1000–1200 m

△ 1201–1400 m

□ 1401–1600 m

♦ 1600 m

Leere Signaturen bedeuten Funde vor 1900 bzw. ohne Zeitangabe, die rechte Hälfte der Signaturen schwarz gefüllt ist bei Funden zwischen 1900 und 1949, die linke Hälfte gefüllt zwischen 1950 und 1979, mit ganz gefüllten Signaturen sind Funde ab 1980 gekennzeichnet (incl. eigene Beobachtungen 1994 und 1995).

Die Funddaten lauten (die Jahreszahlen geben die jüngsten Beobachtungen an):

- 1: Gipfel des Puy de Côme (1252 m); 1874 (Grenier 1992, Chassagne 1956, Boreau 1857)
- 2: Wiesen am Westufer des Lac de Bourdouze; ca. 1160 m; 1 Exemplar 1952 (Grenier 1992, Chassagne 1956)
- 3: Wiesen am Ufer des Lac d'en Haute bei Godivelle; ca. 1240 m; 1 Exemplar 1951 (Chassagne 1956, d'Alleizette & Olivier 1956)
- 4: Puy de la Vaisse; 1358 m; ohne Zeitangabe (Grenier 1992, Chassagne 1956)
- Wiesen zwischen la Cabane de Brion und dem Bach von Meyrand; ca. 1143 m;
   1852 (GRENIER 1992, CHASSAGNE 1956)
- 6: Berge der Chaux de Mazoires, einige Meter unter dem Gipfel; ca. 1220 m; 1896 (Grenier 1992, Chassagne 1956)
- 7: La Cabane de St. Alyre; ohne Höhen- und Zeitangaben (GRENIER 1992)
- 8: Gipfel des Chamaroux; 1470 m; ohne Zeitangabe (GRENIER 1992)
- 9: Parrot; ca. 1370 m; eigene Beobachtungen, 1995
- 10: Oberhalb Cirque d'Artoux; ca. 1410 m; eigene Beobachtungen, 1995
- 11: Suc de Rond; 1580 m; ohne Zeitangabe (Grenier 1992)
- 12: Wiesenhänge zwischen Puy de Bataillouze Puy de Guze und Roc de Vascivières; ca. 1600 m; 1934 (D'ALLEIZETTE & OLIVIER 1956)
- 13: Puy de Prat de Bouc; 1524 m; (Grenier 1992), eigene Beobachtungen, 1995
- 14: Col du Plomb du Cantal (GRENIER 1992)
- 15: Berge von Sagnarde oberhalb des Tales von Brezons, nahe dem Rocher de la Boyle; ca. 1273 m; 1856 (Grenier 1992, Chassagne 1956)
- 16: Nahe Sces in den Bergen von Meno, oberhalb Malbo; ca. 1450 m (CHASSAGNE 1956). Pré Sces sur la montagne de Meno. Commune de Malbo: alt. 1530 m; 26. 6. 1884; leg. JORDAN DE PUYFOL. (ausgegeben in der Flora selecta exsiccata durch CH. MAGNIER) (G).
- 17: Wiesen zwischen dem Tal von Brezons und Prat de Bouc; ca. 1350–1520 m (Chassagne 1956, Charbonnel 1913)
- 18: Berge von Bourguet; ohne Höhenangabe; 1980 (Grenier 1992)
- 19: Zwischen Mont Mézenc und Chaudeyrolles; ca 1345 m; eigene Beobachtungen 1995, (Grenier 1992, Boreau 1857)
- Zwischen Chaudeyrolles und dem Lac de St. Front (Grenier 1992, Chassagne 1956)
- 21: Nahe der Ruine le Mézenc; 1490-1500 m; eigene Beobachtungen, 1995
- 22: Meygal; etwa 1400 m (Grenier 1992, Boreau 1857)
- Zwischen Aubrac und Lac de St. Andeol; ohne Höhenangabe; 1874 (CHASSAGNE 1956)
- 24: Moussous; ca. 1400 m; nach 1968 (BERNARD 1978)
- 25: Gegenüber Belvezet; ohne Höhen- und Zeitangabe (BERNARD 1978)
- 26: Gegen Bonnefon; ohne Höhen- und Zeitangabe (BERNARD 1978)
- 27: Gegen Vieurals; ohne Höhen- und Zeitangabe (BERNARD 1978)

Alle Individuen der von uns untersuchten Populationen gehören zweifellos zu *N. nigra*, waren habituell sehr uniform und wiesen große Ähnlichkeiten mit *N. nigra* subsp. *austriaca* und *N. nigra* subsp. *iberica* auf.

Verbreitung: Das Teilareal von *N. nigra* im Massif Central ist zerstückelt und auf die Monts du Cantal, die im NE angrenzenden Monts du Cézallier, die im S angrenzenden Monts d'Aubrac sowie auf die Monts du Velay beschränkt. Die Punktkarte (Abb. 1) zeigt sowohl die aktuellen Fundpunkte als auch ältere, in jüngerer Zeit nicht mehr bestätigte Angaben. Es wurden die im Literaturverzeichnis angeführten Florenwerke und die Herbarien Strasbourg, Genève und Lyon ausgewertet. Charakteristisch für die aktuellen Vorkommen im Massif Central ist die Verteilung auf Höhenlagen zwischen (1160–) 1400–1520 m. Aus höheren Lagen sind keine aktuellen Vorkommen bekannt.

Karyologie: Unsere Untersuchungen konzentrierten sich auf fünf relativ individuenreiche Populationen in den Départements Puy-de-Dôme, Cantal und Haute Loire.

Bei allen fünf untersuchten Populationen wurden 2n=80 Chromosomen festgestellt, was mit den bisherigen Zählungen an  $N.\ nigra$  subsp. austriaca und  $N.\ nigra$  subsp. iberica übereinstimmt.

Embryologie: Die Nigritellen des Massif Central sind wie alle anderen dunkelblütigen Nigritellen mit 2n=80 Chromosomen apomiktisch und vermehren sich durch Nuzellarembryonie. Dies konnte an allen untersuchten Populationen durch Untersuchung der Samenanlagen aus Fruchtständen, die während einer ersten Bereisung zwischen 3. und 6. Juli 1994 gesammelt wurden, nachgewiesen werden. Auch in embryologischer Hinsicht besteht demnach völlige Übereinstimmung mit dem Fortpflanzungsmodus der beiden anderen N. nigra-Unterarten mit 2n=80 Chromosomen.

#### 4. Biometrische Blütenmerkmale

Derzeit stehen drei apomiktische *N. nigra*-Subspezies in Diskussion: die beiden tetraploiden Sippen *N. nigra* subsp. *austriaca* (zu der auch die kürzlich aus den Westalpen fälschlicherweise als eigene Unterart be-

Tab. 1. Vergleich der Meßwertebereiche von Nigritella nigra subsp. austriaca, N. nigra subsp. iberica und N. nigra aus dem Massif Central.

In die Tabelle gingen außer unseren Meßwerten aus den Ostalpen (Kärnten: Koralpe, Steiermark: Aflenzer Bürgeralm) und dem Massif Central noch die unveröffentlichten Einzelmeßwerte von TEPPNER, die die Grundlage für die Studien von TEPPNER & KLEIN 1990 und 1993 bildeten, ein.

Die Werte sind in m<br/>m angegeben. a: Anzahl der Messwerte. ZB: Zentralbereich.

Zentralbereich													
Lippenlänge													
subsp. austriaca	(6,8-)	7,5-9,6	(-10,0)	a = 58, davon	93% im ZB								
subsp. iberica		7,8-9,8	(-10,0)	a = 19, davon	95% im ZB								
Massif Central-Sippe	(6,5-)	7,5-9,9		a = 62, davon	95% im ZB								
Spornlänge			7										
subsp. austriaca		0,9-1,3		a = 57, davon	100% im ZB								
subsp. iberica		1,0-1,4		a=19, davon									
Massif Central-Sippe	(0.85-)	0,9-1,35		a = 62, davon									
Seitliche Sepala, Länge													
subsp. austriaca	(6,1-)	6,9-8,2		a = 76, davon	99% im ZB								
subsp. iberica	(6,2-)	6,9-9,2	(-9,5)	a = 34, davon	91% im ZB								
Massif Central-Sippe	(6,5-)	6,7-8,7	(-9,0)	a = 62, davon									
Seitliche Sepala, Breite													
subsp. austriaca	(1,4-)	1,5-2,2	(-2,8)	a = 76, davon	97% im ZB								
subsp. iberica	(1,1-)	1,5-2,2 $1,5-2,3$	(-2,5)	a = 34, davon	95% im ZB								
Massif Central-Sippe	(1,3-)	1,5-2,5	(-2,75)	a = 62, davon	92% im ZB								
11	36-36-5- 6	1,0 2,0	( 2,10)	u = 02, davon	02 /0 III 2B								
Medianes Sepalum, Länge													
subsp. austriaca	(6,2-)	6,3-8,3		a = 53, davon									
subsp. iberica		6,3-8,4		a=17, davon									
Massif Central-Sippe	(5,7-)	6,3-8,4		a = 62, davon	94% im ZB								
Medianes Sepalum, Breite	)												
subsp. austriaca	(1,25-)	1,5-2,1		a = 53, davon	98% im ZB								
subsp. iberica	(1,3-)	1,4-2,1		a=16, davon	94% im ZB								
Massif Central-Sippe	(1,15-)	1,3-2,2	(-2,6)	a = 62, davon	94% im ZB								
Petala, Länge													
subsp. austriaca	(5,2-)	5,8-7,4		a = 75, davon	91% im ZB								
subsp. iberica		6,0-7,5	(-8,2)	a = 32, davon	94% im ZB								
Massif Central-Sippe		6,0-7,5	(-8,1)	a = 62, davon	95% im ZB								
Petala, Breite													
subsp. austriaca		0,9-1,4		a = 75, davon	100% im ZB								
subsp. iberica		0,9-1,4	(-1,5)	a=32, davon									
Massif Central-Sippe		0,9-1,4	(-1,5)	a = 62, davon									

schriebene N. n. subsp. gallica E. & R. Breiner zu zählen ist vgl. Klein 1996) und N. nigra subsp. iberica mit 2n=80 sowie die triploide N. nigra subsp. nigra mit 2n=60 Chromosomen.

Für den Vergleich mit der tetraploiden Sippe des Massif Central scheidet die triploide skandinavische Unterart nicht nur wegen der Chromosomenzahl, sondern auch aufgrund einiger wesentlicher, differenzierender biometrischer Merkmale von vorneherein aus. Da sich jedoch im Laufe unserer Studien in verschiedenen Merkmalskomplexen die große Ähnlichkeit der tetraploiden Unterarten herausstellte, soll anhand des Vergleiches der biometrischen Meßwertebereiche sowie der Merkmalsmittelwerte verschiedener Populationen Klarheit bezüglich der infraspezifischen Gliederung der Sippen in den Teilarealen Pyrenäen, Massif Central und Alpen geschaffen werden.

Für einen Vergleich wurden die Längen und Breiten der Perigonblätter und die Spornlängen herangezogen. Von der Verwendung der Meßwerte der  $\pm$  gewölbten Teile der Lippe (bauchiger, basaler Teil; sattelförmige Verengung) wurde hier, im Gegensatz zu früheren Arbeiten, abgesehen, da die exakte Vermessung aufgrund der geometrischen Verhältnisse schwierig ist. Weiters wird als zentraler Meßwertebereich hier jenes Meßwerteintervall definiert, in das mindestens 90 % aller gemessenen Meßwerte fallen.

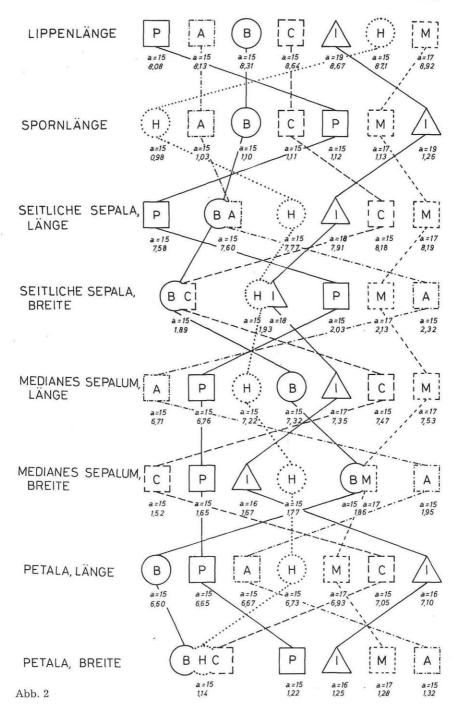
Der Vergleich der drei Sippen in Tabelle 1 zeigt, daß die zentralen Meßwertebereiche praktisch ident sind und häufig sogar 95 bis 100% der vermessenen Individuen einschließen. Demnach kann eine biometrisch begründete Unterscheidung der drei tetraploiden Sippen nicht aufrecht erhalten werden. Die Sippe des Massif Central und die bisher unter dem Namen N. nigra subsp. iberica geführte Sippe aus den Pyrenäen sind biometrisch ident mit der zuerst aus den Ostalpen beschriebenen N. nigra subsp. austriaca.

Abb. 2. Vergleich statistischer Merkmalsmittelwerte verschiedener Populationen von Nigritella nigra in den drei untersuchten Teilarealen M- und W-Europas.

Die statistischen Merkmalsmittelwerte sind jeweils von links nach rechts in aufsteigender Reihe geordnet. Die Verbindungslinien der einzelnen Population überkreuzen sich vielfach, was auf taxonomisch nicht relevante biometrische Unterschiede hindeutet.

Verwendete Abkürzungen:

- A: Dépt. Puy-de-Dôme, Monts du Cézallier, Ost-Abhänge des le Luguet W von Artoux, ca. 1410 m;
- B: Österreich, Ostalpen, Nördliche Kalkalpen, Aflenzer Bürgeralm, 1720 m
- C: Dépt. Haute Loire, Velay, NE Umgebung des Mont Mézenc, Chaudeyrolles, ca. 1340 m
- H: Österreich, Ostalpen, Steirisches Randgebirge, Koralpe, Tratenöfen S der Hipflhütte; ca. 1840 m
- I: mehrere Populationen aus den Pyrenäen
- M: Haute Loire, Velay, W Hangfußflächen des Mont Mézenc, NE les Estables; ca. 1480 m
- P: Dépt. Cantal, Monts du Cantal, Puy de Prat de Bouc, ca. 1520 m
- a: Anzahl der gemessenen Werte (Herkunft der Werte siehe Tabelle 1), darunter statistischer Mittelwert.



Die Meßwertbereiche der skandinavischen, triploiden N. nigra subsp. nigra unterscheiden sich in den meisten Fällen nur geringfügig von denen der tetraploiden Sippen. Zwei biometrische Blütenmerkmale unterscheiden sich jedoch sehr charakteristisch. Es sind dies die Lippen- und die Spornlänge (Teppner & Klein 1990). Während die Lippenlänge bei N. nigra subsp. nigra tendenziell die größten Werte (bis 12 mm!) erreicht, wird das Wachstum der Sporne bereits beim Erreichen der Länge von 0,9 mm beendet. Dieses proportional so unterschiedliche Wachstumsverhalten im Verlauf der Entwicklung der Blütenlippe ist charakteristisch für die skandinavische Sippe und paart hier die größte Lippenlänge mit der kürzesten Spornlänge der Gattung. Diese biometrischen Blütenmerkmale berechtigen, zusammen mit der Chromosomenzahl und der geographischen Isolierung zur Abtrennung als eigene Subspezies.

Der Vergleich der biometrischen Merkmalsmittelwerte der verschiedenen Populationen (Abb. 2) zeigt nicht nur die zufriedenstellende Übereinstimmung dieser rechnerisch ermittelten Größen, sondern auch die "biometrische Verzahnung" der Populationen dieser drei Sippen miteinander, sodaß anhand der Ergebnisse auch dieses Vergleiches eine Abgrenzung der Sippen gegeneinander keinesfalls gerechtfertigt werden kann.

Lokale Populationen können in bezug auf die Größe der Perigonblätter (siehe Merkmalsmittelwerte) nicht zu übersehende Unterschiede aufweisen, die jedoch durchaus in die, unter Berücksichtigung der Meßwerte vieler Populationen, festgestellten Variationsbreiten (siehe Meßwertebereiche, Tabelle 1) fallen.

# 5. N. nigra subsp. austriaca aus den Westalpen

Zusätzlich sollen hier noch die Meßwerte und die ermittelten Chromosomenzahlen der N. nigra subsp. austriaca (Syn.: Nigritella nigra subsp. gallica E. & R. Breiner) von drei Standorten aus den Westalpen angeführt werden:

## Meßwerte von Blüten von 8 Individuen:

Seitliche Sepalen  $7,2-8,7(-8,8) \times 1,65-2,5$  mm, medianes Sepalum  $7,2-8,2 \times 1,45-1,8$  mm.

Petalen  $6,4-7,45(-7,65) \times 1,05-1,4(-1,45)$  mm. Lippe (ohne Sporn) 8,2-9,7 mm, Sporn 1,15-1,4 mm.

Praktisch alle an den Westalpenpflanzen ermittelten Werte fallen in den zentralen Meßwertebereich der *N. nigra* subsp. *austriaca* und beweisen, zusammen mit der tetraploiden Chromosomenzahl, dem apomiktischen Fortpflanzungsmodus, der Blütenfärbung und der frühen Blütezeit (Ende Juni–Anfang Juli, in der Regel ca. zwei Wochen vor *N. rhellicani*) die Identität mit *N. nigra* subsp. *austriaca*.

# 6. Standortsökologie und soziologische Einnischung der Nigritella nigra des Massif Central

## 6.1. Lage und Geologie

Das Massif Central ist mit einer Fläche von etwa 30.000 km² über 1000 Meter und höchsten Erhebungen von über 1850 m das flächenmäßig ausgedehnteste und höchste Mittelgebirge des herzynischen Bogens. Der kristalline Sockel, eine alte Rumpffläche, wurde durch die alpidischen Hebungen am Ostrand gehoben und fällt von ca. 1600 m (Monts du Forez, Monts du Lozère) gegen Westen bis zum Limousin-Plateau ab. Die Reste von pliozänen und quartären Vulkanen ("Puys"), und Schlotfüllungen aus Phonolit (z. B. Mont Mézenc) stellen die höchsten Erhebungen dar und sind z. T. eiszeitlich überformt. Großflächige Bildungen sind die erstarrten Basaltströme (z.B. "Planèzes de Saint-Flour" E Prat de Bouc).

#### 6.2. Klima

Von den klimatischen Charakteristika fällt der Niederschlagsreichtum der, den atlantischen Störungen direkt ausgesetzten Westseiten der Nord-Süd verlaufenden Kämme, auf. Es werden in den höchsten Lagen Jahresmittel von über 2000 mm erreicht. Die Unterschiede zwischen Luv- und Leelagen können bis 500 mm betragen, wie das Doche (1976, Abb. 4, 6) für das Aubrac gezeigt hat. Die damit verbundenen Lessivierungsvorgänge sind für die Böden in Luvlagen bezeichnend.

#### 6.3. Boden

Pflanzengesellschaften, in denen Nigritellen vorkommen, gedeihen ausschließlich auf Basalt-Verwitterungsböden der aus Vulkaniten aufgebauten Gebirgsgruppen (Monts du Cézallier, Monts du Cantal und Massif du Mézenc). Die Verwitterung der Vulkanite sorgt in den Böden der Braunerdeserie für die laufende Nachlieferung von Calcium und anderen basenbildenden Kationen aus dem Mineralbestand. Dadurch wird ein gleichbleibend hoher Basengehalt aufrechterhalten. Diese ausgewogene Kationenverteilung bleibt trotz des erhöhten Auswascheffekts durch die großen Niederschlagsmengen konstant.

Bodenanalysen (Artoux, Mézenc) ergaben Werte von  $56,4-245,4~\mu mol_c/g$  austauschbaren Calciums und Basensättigungen von 70-98% der gesamten Kationen-Austausch-Kapazität. Die aktuelle Acidität dieser Böden schwankt zwischen pH 5,4 und 5,9, während die Gesamtacidität (nach DIN 19684, Teil 1) aufgrund austauschbarer Al $^{3+}$  und H $^{+}$ -Ionen zwischen pH 4,5 und 5,1 zu liegen kommt. Literaturangaben für diesen Typ von Braunerden über Basalt weisen pH-Werte von 5 bis 7 aus (RODWELL 1992).

Beinahe idente Bodenverhältnisse hinsichtlich Calcium (64,6 bis 135,9 µmol c/g), Basensättigung (93 bis 98 %) und Aciditätswerte (aktuell pH 5,8, gesamt pH 5,0) wurden in Bodenproben vom locus classicus der N. nigra subsp. gallica (= Synonym von N. nigra subsp. austriaca) von l'Alpe d'Huez (Westalpen, Dépt. Isère) ermittelt. Vergleichsweise seien die Werte aus den Ostalpen (Aflenzer Bürgeralm, Koralpe) angeführt, wo N. nigra subsp. austriaca vorwiegend in Rasen über anstehendem Kalkgestein gedeiht. Hier liegen die Calciumwerte entsprechend hoch (393,4 bis 568,0 µmol c/g) und die Basensättigung wie zu erwarten einheitlich bei 100 %. Die aktuelle Acidität über diesen Kalkgesteinen liegt zwischen pH 6,4 und 6,9, die Gesamtacidität zwischen pH 5,6 und 6,1.

## 6.4. Soziologie

Leider gibt es für das Massif Central noch keine zusammenfassende Darstellung der Pflanzengesellschaften. OZENDA 1988 bietet einen kurzen Überblick mit einer Höhenstufengliederung im Gesamtrahmen der europäischen Mittelgebirge. Die potentielle Waldgrenze bei etwa 1500 bis 1550 m bildet die Obergrenze der Montan-Stufe, die von Buchen-(Tannen-)wäldern beherrscht wird. Die subalpine Stufe ist von Hochgrasprärien (Carbiener 1969) und Heidevegetation dominiert. Die Unterschiede zwischen den westlichen Massiven und vor allem den westexponierten Hanglagen (Monts Dore, Monts du Cézallier, Monts du Cantal) zu weiter östlich im Regenschatten liegenden Gebirgsstöcken (Mont Mézenc) werden in der Differenzierung der Oberböden (Lessivierungstendenz) und der floristischen Struktur (Zurücktreten atlantischer Elemente im Osten) deutlich.

Sowohl die Struktur als auch die floristische Zusammensetzung der untersuchten Rasen ist von der Intensität der Nutzung abhängig, die in den vergangenen Jahrzehnten aufgrund der Landflucht gebietsweise stark zurückgegangen ist. Einzelne Flächen, vor allem entlegener höherer Lagen, stehen in langsamen Umwandlungsprozessen, die Schaminée & Meertens 1992 am Beispiel der aus granitischen Gesteinen aufgebauten Monts du Forez (NE-Teil des Massif Central) vom Blickpunkt des Naturschutzes aus beleuchten. Das traditionelle Weidesystem der Transhumanz – auch aus den Pyrenäen und den Alpen bekannt – ist großflächig zusammengebro-

chen. Die früher extensiv beweideten Flächen werden ortsnahe intensiviert (Standweiden) oder der natürlichen Sukzession überlassen.

Physiognomie, floristische Zusammensetzung, Struktur und Bodenmerkmale (Gründigkeit, pH-Wert, Basengehalt) ermöglichen den Vergleich bzw. die Einordnung in schon beschriebene syntaxonomische Einheiten.

Die Physiognomie der regelmäßig, wenn auch z.T. extensiv beweideten Flächen wird von Grasartigen (Festuca rubra agg., Agrostis capillaris, Luzula campestris, Avenella flexuosa, Nardus stricta u. a.) bestimmt. Diese sind arm an Obergräsern, niedrigwüchsige Arten (Anthoxanthum odoratum, Luzula campestris, L. multiflora, Agrostis capillaris u. a.) sind dominant und bilden geschlossene Rasen. Flachgründigere Böden und nicht zu starke Beweidung fördern Hemikryptophyten. Der zweite dominante Vegetationstyp, in dem Nigritella aus Konkurrenzgründen nicht vorkommt, wird in seiner Physiognomie von holzigen Chamaephyten (Calluna, Vaccinium, Genista) charakterisiert und leitet zur Formation der Zwergstrauchheiden über. Diese Zwergsträucher, die gegen Beweidung sehr empfindlich sind, dringen in länger nicht mehr genutzte Rasen ein (vgl. Veg.Aufn. Nr. 9426).

Wichtiger für die genauere syntaxonomische Zuordnung ist die floristische Zusammensetzung. Sie läßt eine mehrdimensionale Gliederung nach Basentypen (vgl. Peppler 1992), nach dem Wasserhaushalt, nach Art und Intensität der Nutzung und der Höhenverbreitung zu.

Neben dem Artenreichtum insgesamt, der mit seinem bunten Blühaspekt im Frühsommer an Kalkmagerrasen erinnert, ist vor allem die relativ hohe Zahl von Basenzeigern für unsere Standorte charakteristisch.

Die Aufnahmeflächen des Massif Central (Tab. 2: lfd. Nr. 1–8) sind, was den Wasserhaushalt betrifft, der mesophilen Standortsgruppe zuzuordnen, für die neben den Zwergsträuchern Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea noch Arnica montana, Meum athamanticum, Succisa pratensis und Galium saxatile charakteristisch sind. Als zentrale Assoziation ist hier das von den Monts Dore (Luquet 1926) bekannte und 1986 von de Foucault aus dem Aubrac erstmals gültig beschriebene Diantho sylvatici-Meetum athamantici (Luquet 1926) de Foucault 1986 zu nennen, das in regional floristisch leicht abgewandelter Form auch in den übrigen Gebirgsgruppen des Massif Central durchaus häufig ist. Die Eingliederung innerhalb der Ordnung Nardetalia in den Verband Nardion Braun-Blanquet 1926 muß mangels einer stabilen Gliederung der Nardetalia-Gesellschaften für Europa provisorisch bleiben (vgl. Krahulec 1985, Peppler 1992, Ellmauer 1993 u. a.).

Die beiden ersten Aufnahmen der Tabelle 1 sind durch die Kuppenlage den Westwinden stark ausgesetzt und apern früh aus. Sie sind von den Aufnahmen 3–8 gut durch Höhenzeiger (Viola lutea, Pedicularis comosa, Phyteuma hemisphaericum) differenziert und zeigen sowohl durch das Zurücktreten der Nardetalia-Arten als auch durch die lückige Struktur

Tab. 2. Vegetationstabelle: Zusammenstellung von 17 eigenen Aufnahmen aus dem Massif Central, den West- und Ostalpen.

Laufende Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Art/Aufnahmenummer	9426	9428	9430	9431	9434	9432	9433	9519	9521	9436	9526	9527	9525	9524	9523	9504	950
Aufnahmejahr	94	94	94	94	94	94	94	95	95	94	95	95	95	95	95	95	95
Aufnahmedatum	3.7.	4.7.	5.7.	5.7.	6.7.	5.7.	5.7.	28.6.	30.6.	18.7.	30.6.	16.7.	4.7.	4.7.	3.7.	17.6.	17.6
Höhe über Meer	1515	1500	1340	1345	1395	1490	1500	1370	1950	1810	1810	2040	1880	1840	1720	1410	138
Inklination in Grad	10	16	10-2	5	22	8	3	20	15	8	5	30	18	22	5	24	20
Exposition	NNW	W	NW	NNM	NE	NW	WSW	ENE	S	W	WSW	SE	W	sw	NE	ESE	NE
Geomorph, Lage	ОН	ОН	ОН	HV	МН	HV	HV	ОН	HV	HV	HV	ОН	UH	ОН	ОН	ОН	MH
Aufnahmefläche in m2	20	100	20	50	30	25	50	25	20	50	25	25	30	20	60	25	25
Gesamtdeckung in %	80	75	95	100	100	98	100	75	85	_	85	95	80	90	100	85	95
Deckung d. Moosschicht		7600	10		_		_	10	-			-	_	15	5	25	5
Höhe d. Obergräser	45	30	60	60	60/80	60	50/75	60	35	60/80	60	30	-	30	60/80	35	40
Höhe der Untergräser/Stauden	10	25	40	40	20/30	45	25	-	15	30	30	-30	_	15	25	20	20
Höhe der Zwergsträucher	-20	-20						20		_		25	_	15			
Höhe der Kräuter	10	15	20	10	-	15		20		44	31	34	40	29	5	66	40
Gesamtartenzahl	35	55	60	51	61	45	41	44	38	44	_	_		-	52	_	_
Nigritella nigra subsp. austriaca Nigritella rhellicani Nigritella lithopolitanica Nigritella miniata	1	2m	1	1	1.	+	1	+	+	1	r	1 r	+	2m	1	1	+
Nigritella widderi															+		
Festuca arvernensis	2a	2a															
Pedicularis comosa	1	1	U		L				l						l		
Phyteuma hemisphaericum	1	1															
Genista pilosa	2b	2a		1					1								
Galium saxatile	2m	2m		1			+										
Dianthus seguieri subsp. glaber	1				1				Į.						l		
Vaccinium myrtillus	2b				1			1		+			2a				
Luzula campestris	1		1	1	1											1	
Festuca cf. rubra s.l.		1	2a														
Cynosurus cristatus	1		3	1												+	
Sanguisorba minor s.str.			2b	2a													
Trisetum flavescens	1		1	2a													
Traunsteinera globosa	1		+	1													
Sanguisorba officinalis	1		+	+					1						1		
Platanthera chlorantha			r	r	r				ŀ							+	
Koeleria pyramidata subsp. pyramidata			1		2m											1	
Saxifraga granulata			1		1			+									
Stellaria graminea	1		+	+	1				1			1			1		
Trifolium repens			2a	2b	r												
Genista sagittalis		1	2a	1			1	1							100		
Lathyrus pratensis	1		1	1	+		r			1							
Gentiana lutea	1	1	-	-	1	1	+	1	1			)			1		
Festuca cf. pratensis	(25)			2b		2	1										
Cerastium fontanum			+	1	+	2	i										
Crepis mollis	1		+		+		+										
	1		+		1	1	+	1	ľ	1		1			2a		
Trollius europaeus	1				1	+	•	1		1					Za		
Narcissus poeticus subsp. radiiflorus		+				1	2m	1	_								
Alchemilla flabellata					_	_	2a	1_		1	1	l			Į.		
Cerastium arvense	1		2m						r	1.00		-					
Vaccinium uliginosum	3								0.200	3	1	1	1				
Geum montanum									2b	1		1	+				
Ranunculus montanus	+								2a	1					Į.	+	
Plantago alpina		1							2m	1	1				-		
Polygonum viviparum	1000								1	2a	+				1		
Trifolium alpinum	(1)									2a	1		-				
Gentiana acaulis s.str.					1					2m	2m		1				
Carex sempervirens									1	1		2a	1	2a	2b		
Ajuga pyramidalis								+	+				+			+	
Pulsatilla alpina	- 1		1									2m	1	1	1		
Homogyne alpina	1		1		1				1			1	2m	1	1		
Vaccinium vitis-idaea													1	1			
Sesleria albicans		+										1		3	2b	2m	
Galium anisophyllum											1			1	2m	1	1
Aster bellidiastrum	1		1		1				1			1			1	+	1
Pedicularis verticillata															1	1	+
Gentiana clusii									+						+	1	1
Alchemilla plicata									100						2a	2a	- 15
Gentiana verna	1	+	1		1				+			1		1	1	2m	2n
Plantago media		- 1														2a	28
Poa alpina					1				1							1	1
Carex capillaris					1 .											1	
	1		1		1				1			1			1	1	1
Selaginella helvetica					1											35	
Carex ornithopoda																1	2n
Ranunculus nemorosus																+	1
Arabis ciliata Carum carvi	1		1		1				1			1			1	+	+
	1		1		1				1			I			1	+	4

Laufende Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Nardus stricta		2m	2a	2a		2b	1			2a	2a	1				2a	
Meum athamanticum	1	1	2b	3	1	3	3	2a	2a	2b	2a						
Potentilla erecta	+		1		2a	+	+	1	1	1	1					1	1
Thymus pulegioides subsp. chamaedrys	1	1	1	1	1	1	1		1	1	+	1			1	1	1
Carex caryophyllea	2m	2m	2a	+	2m	2m	1		1			1			1	1	2m
Agrostis capillaris	1	1	1	1	2a	2m	1	+									
Avenella flexuosa	2m	1	+	1	2a		1	2b		3							
Hieracium pilosella	1	1	1	1	2a	+	+		2a	1		1				+	
Centaurea nigra	+	1	2a	1	1	1	1		1								
Briza media		2a	2m	2m		1	2b	1		+						1	
Calluna vulgaris	2a	2b			1	+		2a		2a		+	2a	2a			
Arnica montana	1	1			+	+		2a		+		1	2a				
Luzula multiflora			+			1	1	1	1	1			1	1	1	1	
Botrychium lunaria	+				+	2m	2m		1			2m			1	+	
Rhinanthus minor	1			0	2a	3	2a	1	l			l.				1	1
Ranunculus acris			1		+	1		1					+			2m	1
Lotus corniculatus		1	+	+	1	+	+	1			1				1	1	
Coeloglossum viride		r	+	1	1			+	r						r	1	1
Achillea millefolium		+	1	1	1			1				+	1	2m		2m	1
Gentianella campestris	+	+.		+	r	1	+										
Anthoxanthum odoratum s.str.			2a	2a	2a	1						2m					2m
Polygonum bistorta	+		2a		2a	1	r	+				C 8.00					
Leucanthemum vulgare s.l.			1	1	1	1	1	+	+		+	¥ .					
Galium verum		1	2a	2m	2b	+		2m									
Lathyrus linifolius			1	2a	2a	2b	2a	1									
Leontodon hispidus		1	1	1		1	2a					2m		1			
Phyteuma spicatum	ľ		1	2m	1	1	1	1	1								2a
Polygala vulgaris subsp. vulgaris		+	+	r		1	1		+		+						
Rumex acetosa		-	1	1	2a	+	+									1	
Alchemilla glaucescens		1	1	2a	2a	1						(					
Avenula pubescens			1	1	1		1										
Campanula recta			1	1	2m	2m	2m										
Trifolium pratense			2b	3		+			2a			1	1	1	+		
Viola lutea subsp. lutea	1	+			1				2a	2m	+			-	1000		
Galium pumilum		1	1		1			1	2m	+		+				+	
Carlina acaulis subsp. acaulis										r	+	1				+	1
Festuca paniculata							2a	1		1	2a	+					
Anthyllis vulneraria (incl. subsp. alpestris)	1		+	+	+				1	+		1			2a	1	
Antennaria dioica		2m								2b	2a		1		1	1	1
Crocus vernus subsp. albiflorus						+			2m	2m						+	2m
Anthoxanthum alpinum									2m	2m		2m	2a		1	+	
Potentilla aurea					1				+	1			+	+		+	1
Gymnadenia conopsea								r		1	+		(+)		r		+
Phyteuma orbiculare				+								+		+	1		2a
Helianthemum nummularium subsp. numm.		2m	Į.					1	l		2a				1		
Myosotis alpestris					1			+	1						+		
Silene vulgaris						+	+		+			1					

Die Soziabilitätswerte, alle ein- und der Großteil der zwei- bis dreimal zerstreut vorkommenden Arten sowie die Moose sind in der Tabelle aus Platzgründen weggelassen. Die vollständigen Originalaufnahmen können beim Zweitautor eingesehen werden.

Im Tabellenkopf wurden in der Zeile Geomorphologische Lage folgende Abkürzungen verwendet:

HV: Hangverebnung; MH: Mittelhang; OH: Oberhang; UH: Unterhang. Aufnahmeorte (Laufende Nummer):

Massif Central: 1–2: Monts du Cantal, Puy de Prat de Bouc; 3–4: Velay, NE Umgebung des Mont Mézenc, Chaudeyrolles; 5: Monts du Cézallier, Ost-Abhänge des le Luguet W von Artoux; 6–7: Velay, W Hangfußflächen des Mont Mézenc, NE les Estables; 8: Monts du Cézallier, N-Abhänge des le Luguet, W Parrot.

Westalpen: 9: Col du Glandon; 10-11: Alpe d'Huez.

Ostalpen: Steirisches Randgebirge: 12–14: Koralpe: 12: Sattel zw. Speikkogel und Seespitz; 13: Erlenloch; 14: Tratenöfen S der Hipflhütte; 15: Nördliche Kalkalpen, Aflenzer Bürgeralm; 16: Grazer Bergland, Tyrnauer Alpe; 17: Grazer Bergland, Sommeralmgebiet, Bründlkogel.

Anklänge an Gesellschaften der Koelerio-Corynephoretea bzw. Festuco-Brometea.

Für die Höhengliederung der südlichen, subozeanischen Mittelgebirgs-Magerrasen sind die in Peppler 1992 genannten Arten nur bedingt verwendbar. Als einzige der 24 dort angegebenen Arten scheint für die Bestände des Massif Central *Galium verum* für die floristische Abtrennung der kollin-untermontanen Bestände brauchbar. *Genista pilosa* etwa, die Peppler 1992:176 auch in der Gruppe der planar-kollinen Arten anführt, reicht im Massif Central bis über 1500 Meter.

Den größten Anteil an der Artengarnitur, sowohl der Artenzahl als auch der Phytomasseproduktion nach, haben Sippen mit einer weiten Amplitude der Höhenverbreitung (Anthoxanthum odoratum, Briza media, Nardus stricta, Carex caryophyllea, Leucanthemum vulgare, Luzula campestris, L. multiflora, Festuca rubra agg., Avenella flexuosa, Achillea millefolium, Meum athamanticum, Avenula pubescens, Calluna vulgaris u.a.). Zahlenmäßig stark zurück treten hingegen Höhenzeiger wie Gentiana lutea aber auch Vaccinium uliginosum, Gentianella campestris, Viola lutea, die fast durchwegs auf Bestände über 1500 m beschränkt bleiben.

Standörtlich gesehen werden die Bestände von Magerkeitszeigern dominiert, wobei die basenreichere Oberböden bevorzugenden Arten (Polygala vulgaris, Galium pumilum, Carex caryophyllea, Leontodon hispidus) den größten Teil des Artenspektrums ausmachen. Daneben kommen vereinzelt und mit geringeren Abundanz/Dominanzwerten Arten der Festuco-Brometea vor (Galium verum, Helianthemum nummularium, Koeleria pyramidata), die im allgemeinen auf basenreiche Böden beschränkt sind.

Charakteristisch für die standörtliche Einnischung von Nigritella im Massif Central sind die Vorkommen in Magerrasen der montanen Höhenstufe. Sie kann sich dort gegen die Konkurrenz der höherwüchsigen Hemikryptophyten nur mit Hilfe der extensiven Bewirtschaftung durch den Menschen behaupten. Das Eindringen hochwüchsiger Gräser etwa durch Intensivierung (Düngung und regelmäßige Mahd) würde Nigritella im Kampf ums Licht stark benachteiligen und auf lange Sicht verdrängen. N. nigra fehlt aus diesem Grund auch in den primären subalpinen Hochgrasprärien des Massif Central (vgl. Carbiener 1969).

# 6.5. Der Vergleich mit alpischen Beständen

Die uns vorliegenden Aufnahmen aus den Westalpen sind nicht nur wegen der geringen Zahl sondern auch wegen der starken Störung der Vegetation durch Wintersportaktivitäten im Ortsgebiet von Alpe d'Huez (Tabelle 2, lfd. Nr. 10–11) völlig unzureichend, um einen Vergleich mit Beständen des Massif Central zu wagen.

Wir haben daher weitere 6 Aufnahmen (3 davon aus annähernd vergleichbarer Höhenlage) vom östlichen Teilareal (südöstlicher Ostalpenrand und Nordöstliche Kalkalpen) herangezogen.

In den Rasen des Grazer Berglandes (Tyrnauer Alpe, Bründlkogel/ Sommeralm) und der Nordöstlichen Kalkalpen (Aflenzer Bürgeralm) fallen neben Magerzeigern wie Selaginella helvetica, Cruciata glabra und Gentiana verna die kalksteten bis kalkliebenden Arten wie Sesleria albicans, bzw. Carex ornithopoda und Aster bellidiastrum auf. Aus chorologischen Gründen fehlen hier Campanula recta, Centaurea nigra, Galium saxatile, Viola lutea, Gentiana lutea und Meum athamanticum, Der Untergrund aus paläozoischen bzw. mesozoischen Kalken ließe eine typische Kalkvegetation erwarten. Die Bodenentwicklung und v.a. die Basenauswaschung haben die Konkurrenzverhältnisse aber zugunsten der Magerkeits- und Schwachsäurezeiger (Nardetalia-Arten) verschoben. Die eine Stufe höher gelegenen Populationen der Koralpe, durchwegs direkt unterhalb von Marmorbänken gelegen, sind naturgemäß gegenüber den vorgenannten der Aflenzer Bürgeralm, der Tyrnauer Alpe und vom Bründlkogel im Sommeralmgebiet durch Höhenzeiger (Vaccinium uliginosum, Pulsatilla alpina) differenziert. Wegen der geringen Aufnahmezahl müssen wir uns in diesem Zusammenhang mit der Einordnung in den Verband Seslerion coeruleae in der Klasse Seslerietea albicantis OBERDORFER 1978 corr. 1990 (subalpin-alpine Kalkmagerrasen der mittelund südeuropäischen Hochgebirge) begnügen.

Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, kommt N. nigra subsp. austriaca in einer Anzahl von Pflanzengesellschaften der mittel- und südeuropäischen Hochgebirge und in Mittelgebirgen vor, deren höchste Gipfel über die Waldgrenze hinausragen. Die Einstufung als Kennart für die Ordnung Seslerietalia coeruleae innerhalb der Klasse Seslerietea albicantis (vgl. Grabherr, Greimler & Mucina 1993: 402) muß, unter Einbeziehung der Teilareale der Art im Massif Central und den Pyrenäen, wohl relativiert werden. Für das Gebiet der Ostalpen mag diese Klassifizierung zutreffen, für die Westalpen kann wegen fehlenden vollständigen Aufnahmematerials keine abschließende Beurteilung abgegeben werden. Im Massif Central ist N. nigra subsp. austriaca fast ausschließlich in Magerrasen über basenreichen Böden zu finden.

## 7. Arealentwicklung und Schutz der Populationen des Massif Central

Nur mehr etwa die Hälfte der Angaben von Nigritella in den Floren aus dem vorigen und der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts sind in jüngerer Zeit bestätigt worden (vgl. Abb. 1). Wenngleich keinesfalls alle der nicht wiedergefundenen Populationen ausgestorben sein müssen, ist jedenfalls sicher, daß die Mehrzahl der nicht mehr bestätigten Vorkommen

als verschollen gelten muß. Die Gründe für diesen Rückgang sind in der schon im vergangenen Jahrhundert beginnenden Bevölkerungsabwanderung und den dramatischen Veränderungen der Nutzungsintensität seit dem Ende des 2. Weltkriegs zu suchen (Schaminée & Meertens 1992).

Wirkungsvoller Schutz kann also nur in der Fortführung einer extensiven Nutzung gewährleistet werden. Ansonsten sind die Populationen von *N. nigra* subsp. *austriaca* durch Nutzungsintensivierung und damit einhergehende regelmäßige Düngung oder aber durch Wiederbewaldung oder gar Aufforstung in ihrem Bestand bedroht.

### 8. Diskussion

Als unmittelbares Ergebnis unserer Untersuchungen sehen wir es als gesichert an, daß sich  $N.\ nigra$  nach gegenwärtigem Kenntnisstand aus zwei Unterarten zusammensetzt:

N. nigra (L.) RCHB. f. subsp. nigra; 2n=60. Verbreitung: Norwegen und Schweden (vgl. Teppner & Klein 1990).

N. nigra subsp. austriaca Teppner & Klein 1990; 2n= 80

Syn: Nigritella nigra subsp. iberica Teppner & Klein, Phyton (Horn, Austria) 33(2): 192 (1993, Vorausabdruck).

Nigritella rhellicani subsp. iberica (Teppner & Klein) Kerguélen, Bull. Assoc. Informatique appl. Bot. 1: 183 (1994).

Nigritella nigra subsp. gallica E. & R. Breiner, Mitteilungsbl. Arbeitskr. heim. Orch. Baden-Württ. 25(4): 471 (1993).

Nigritella rhellicani Teppner & Klein subsp. gallica (E. & R. Breiner) Kerguélen, Bull. Assoc. Informatique appl. Bot. 1: 183 (1994).

Verbreitung: Das Areal, teilweise noch unzureichend erforscht, umfaßt große Teile der Ost- und Südalpen, die nördlichen Westalpen, das Massif Central und die gesamte Gebirgskette der Pyrenäen. Weder  $N.\ n.$  subsp. austriaca noch  $N.\ rhellicani$  kommen in Skandinavien vor. In vielen Gebieten kommen  $N.\ nigra$  subsp. austriaca und die diploide, sich sexuell fortpflanzende  $N.\ rhellicani$  sympatrisch vor. Bisher ist es uns nicht gelungen, Hybriden zwischen diesen beiden Taxa in dem von uns karyologisch untersuchten Material festzustellen. Pollenübertragungen von der  $N.\ n.$  subsp. austriaca zu  $N.\ rhellicani$  und umgekehrt sollten ungehindert stattfinden können, da sich die Blütezeiten, wenn auch nur geringfügig, überschneiden. Ob es doch Hybriden gibt, oder ob hier eine reproduktive Isolation durch postzygotische Mechanismen oder eine intraspezifische Inkompatibilität besteht, muß zukünftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

#### 9. Dank

Unser besonderer Dank gebührt all denen, die uns bei den Besuchen der Fundorte im Massif Central Français und in den Westalpen unterstützt und geführt haben, es sind dies die Herren J. DAUGE (Aurillac), J. KOENIG (Lempdes), Dr. O.

GERBAUD (Allevard) und Frau M. EYRAUD (les Estables). Hinweise auf Fundorte erhielten wir von Herrn R. ENGEL (Saverne) und P. QUENTIN (Vitry/Seine), wofür wir ebenso herzlich danken wie den Kustoden der Herbarien G, LY und STR, die uns freundlicherweise Material für die Erstellung der Verbreitungskarte zur Verfügung stellten. Herrn Univ.-Prof. Dr. H. Teppner danken wir für das Überlassen der unveröffentlichten Einzelmeßwerte zu früheren Publikationen.

#### 10. Literatur

- D'ALLEIZETTE CH. & OLIVIER L. 1956. La session extraordinaire de la Société botanique de France en Auvergne (1–10 juillet 1955). Bull. Soc. bot. France 103: 36–83.
- Bernard Ch. & Fabre G. 1978. Les Orchidées de l'Aveyron. L'Orchidophile 9(34): 1140–1154.
- BOREAU A. 1857. Flore du Centre de la France et du Bassin de la Loire. Vol. II. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Springer Verlag, Wien.
- Breiner E. & Breiner R. 1993. Beiträge zur Gattung Nigritella in den Westalpen. Mitteilungsbl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. 25: 467–487.
- CARBIENER R. 1969. Subalpine primäre Hochgrasprärien im hercynischen Gebirgsraum Europas, mit besonderer Berücksichtigung der Vogesen und des Massif Central. Mitt. florist.-soziol. Arbeitsgem. N. F. 14: 322–345.
- Charbonnel J.-B. 1913. Essai d'une monographie géobotanique des monts du Cantal. Bull. Soc. bot. France  $60 (= 4^{ieme} \text{ sér. } 13)$ : CXXXI–CCXXVII.
- Chassagne M. 1956. Inventaire analytique de la Flore d'Auvergne et contrées limitrophes des départements voisins. I. P. Lechevalier, Paris.
- Dauge J. 1985. Cartographie des Orchidées du Cantal. L'Orchidophile, Suppl. au vol. 16: 1–20.
- DOCHE B. 1976. L'Aubrac: analyse des relations entre le milieu naturel et son utilisation par l'homme. Doc. Cart. Ecol. (Grenoble) 18: 57–76.
  - 1982. Contribution à l'étude du déterminisme végétal: cas de l'Aubrac montagnard. – Doc. Cart. Ecol. (Grenoble) 25: 23–50.
- ELLMAUER T. 1993. Calluno-Ulicetea. In: Grabherr G. & Mucina L. (Eds.). Die Pflanzengesellschaften Österreichs, 1: 402-419.
- DE FOUCAULT B. 1986. Contribution à une étude systematique des prairies de l'Aubrac. (Massif Central Français). Documents phytosociologiques N. S. 10: 254–299.
- Grabherr G., Greimler J. & Mucina L. 1993. Seslerietea albicantis. In: Grabherr G. & Mucina L. (Eds.). Die Pflanzengesellschaften Österreichs, 2: 402–446.
- Grenier E. 1992. Flore d'Auvergne. Soc. Linnéenne, Lyon.
- JACQUET P. 1995. Une répartition des Orchidées sauvages de France. Soc. franç. d'Orchidophilie, Paris.
- JOLLY M.-C. & LECOMPTE M. 1988. L'origine de l'asylvatisme de haute altitude en Auvergne, une question controversée: exemple du Cantal. Doc. Cart. Ecol. (Grenoble) 31: 49–60.
- Kerguélen M. 1994. Compléments et corrections à l'Index synonymique de la flore de France. Bull. Assoc. Informatique appl. Bot. 1: 1–189.
- KLEIN E. 1996. Die Blütenfärbung in der Gattung Nigritella (Orchidaceae Orchideae) und ihre taxonomische Relevanz, inkl. einer Neukombination. Phyton (Horn, Austria) 36 (1): 53–62.

- Krahulec F. 1985. The chorologic pattern of European *Nardus*-rich communities. Vegetatio 59: 119–123.
- Lemée G. & Carbiener R. 1956. La végétation et les sols des volcans de la chaîne des Puys. – Bull. Soc. bot. France 103: 3–29.
- LUQUET A. 1926. Essai sur la géographie botanique de l'Auvergne Les associations végégetales du Massif des Monts-Dores. Paris.
- OZENDA P. 1988. Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum. G. Fischer, Stuttgart.
- PEPPLER C. 1992. Die Borstgrasrasen (Nardetalia) Westdeutschlands. Diss. bot. 193.
- Peterlongo J. M. 1978. Massif Central. Guides géologiques régionaux. Masson, Paris.
- Quezel P. & Rioux J. A. 1954. L'étage subalpin dans le Cantal (Massif Central de France). Vegetatio 4: 345–378.
- REICHELT G. & WILMANNS O. 1973. Vegetationsgeographie. Westermann, Braunschweig.
- RODWELL J. S. (Ed.) 1992. Grassland and Montane Communities. In: British Plant Communities, 3. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schamnée J. H. J. 1993. Die pflanzensoziologische Stellung der subalpinen Heiden atlantischer Mittelgebirge in Europa, mit besonderer Berücksichtigung des französischen Massif Central. Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 5: 149–165.
- Schaminée J. H. J. & Meertens M. H. 1992. The influence of human activities on the vegetation of the subalpine zone of the Monts du Forez (Massif Central, France). Preslia (Praha) 64: 327–342.
- Teppner H. & Klein E. 1990. Nigritella rhellicani spec. nova und N. nigra (L.)Rchb. f. s. str. (Orchidaceae-Orchideae). Phyton (Horn, Austria) 31 (1): 5–26 (Vorausabdruck).
  - & 1993. Nigritella gabasiana spec. nova, N. nigra subsp. iberica subspec. nova (Orchidaceae Orchideae) und deren Embryologie. – Phyton (Horn, Austria) 33 (2): 179–209 (Vorausabdruck).
- TUTIN T. G. (Ed.) 1964–1980. Flora Europaea. Vol. 1–5, 1. Aufl.; 1993. Vol. 1, 2. Aufl.

# **ZOBODAT - www.zobodat.at**

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: 36 2

Autor(en)/Author(s): Klein Erich, Drescher Anton

Artikel/Article: Nigritella nigra (Orchidaceae-Orchideae) im Massif Central

(Frankreich). 231-250